

# СВОБОДНОЖИВУЩИЕ СТАДИИ ПАРАЗИТА ИКРЫ ОСЕТРОВЫХ РЫБ *POLYPODIUM HYDRIFORME* USSOV (COELENTERATA) В ВЕРХНЕМ ДОНУ

Т. В. Склярова и Е. В. Райкова

Сельскохозяйственный институт, Воронеж, и Институт цитологии АН СССР, Ленинград

Цикл развития аберрантного кишечноротового *Polypodium hydriforme* представляет собой чередование двух поколений: паразитического (бесполого) и свободноживущего (размножающегося партеногенетически). Паразитическое поколение обитает в ооцитах осетровых рыб (стерляди, осетра, севрюги, шипа и белуги)<sup>1</sup> многих рек Европейской части СССР, а также Амура и Сыр-Дарьи (Догель, 1940; Райкова, 1960а).

Поздние паразитические стадии развития *Polypodium* (стоны со щупальцами) находятся в крупных ооцитах, легко отличимых на глаз от обычных, незараженных икринок осетровых рыб, и поэтому изучены наиболее подробно (Липин, 1911; Райкова, 1958, 1960б). Ранние стадии развития паразита в икре изучены еще недостаточно (Райкова, 1964а и б). Что же касается свободноживущих стадий цикла, то почти все сведения о них почерпнуты из наблюдений над полипами в культурах, выращивавшихся из зараженных икринок в проточных аквариумах (Липин, 1911, 1915, 1922, 1925; Райкова, 1958, 1961а и 1961б, 1963).

Находки свободноживущих полипов в природе очень редки и касаются в основном р. Волги с притоками (в дельте — Державин, 1910; в Саратовской обл. — Бенинг, 1913а и 1913б, 1922, 1924; Смольянов и Райкова, 1961), р. Оки близ г. Муром (Наливкина и Неизвестнова, 1921), Днепра (у Днепропетровска — Жадин, 1940). Ни один из авторов, к сожалению, не дал ни подробного описания, ни рисунков выловленных экземпляров; ни в одном случае не указывается состояние гонад полипов. Последнее обстоятельство особенно досадно, так как природный материал весьма ценен для характеристики пола гонад свободноживущих полипов и способа размножения этих животных, т. е. для выяснения важнейших, но еще не вполне решенных вопросов биологии *Polypodium* (Райкова, 1965).

В Дону до сих пор были найдены только паразитические стадии *Polypodium*: Персовым в устье Дона (с. Рогожкино) в икре севрюги (Догель, 1940), Фалеевой в икре стерляди из уловов рыбодъемника Цимлянской плотины (Райкова, 1964). Поэтому нам кажется интересным дать подробное описание свободноживущих полипов, выловленных в Верхнем Дону (Склярова, 1965).

## МАТЕРИАЛ И МЕТОДИКА

В ходе планомерного изучения зоопланктона Дона, проводимого экспедициями Воронежского государственного университета в июле каждого года в течение 10 лет, в 1961 и 1962 гг. было поймано 10 экз. свободно-

<sup>1</sup> Наличие *P. hydriforme* в ооцитах белуги недавно отмечено Марковым с соавт., 1965.

живущих *Polypodium hydriforme*. Всего было обследовано более 50 пунктов от истоков реки до устья. В каждом пункте Верхнего Дона бралось минимум 6 проб, а именно: у правого и левого берега реки по одной пробе фильтрационного планктона (50—100 л сквозь сеть Апштейна) и четыре пробы посередине реки (фильтрационный планктон с поверхности, вертикальный лов утяжеленной сетью Апштейна, придонный лов планктоночерпателем Вовка и качественная проба цеппелином). Все количественные орудия лова были изготовлены из мельничного газа № 60. Данные, касающиеся поимки каждого из 10 свободноживущих полипов, приведены в таблице.

Пробы фиксировались приливанием формалина до 4% концентрации (приблизительно). При определении видового состава пробы просматривались целиком, так что все более или менее крупные формы не могли быть пропущены.

Характеристика мест вылова полипов

№ полипа	Число проб		Орудие лова	Температура воды, °C	Место взятия пробы с полипами	Глубина реки на стрекне (в м)	Характер грунта	Течение	Прозрачность воды (в см)	Количество полипов
	всего в данном месте	из них с полипами								
1	7	1	Сеть Апштейна	21°	Середина реки на глубине 5 м	5.5	Крупный песок без растений	Умеренное	55	1
2**	8	1	Фильтрационный планктон	21	У правого берега	1.5	Песчаный пляж без растений	Очень сильное	55	2
5 и 6	6	1	Цеппелин	22.5	Стрежень реки	2.5	Крупный, слегка заиленный песок без растений	Сильное	35	2
7 и 8	29*	1	Фильтрационный планктон	27	У левого берега на глубине 0.5—0.6 м	2.5	Тонкий черный ил без растений	Слабое	25	2
3 и 4**	28*	2	Цеппелин	25	Середина реки	3—4	Слабо заиленный песок	Сильное и умеренное	30	3

*Polypodium hydriforme* были обнаружены в 4 пунктах центрального и южного участков верхнего Дона, а именно у с. Князево и с. Кривоборье Воронежской обл. (центральный участок), у ст. Вешенской Ростовской обл. и ст. Трехостровской Волгоградской обл. (южный участок).

В 1966 г. полипы были перефиксированы жидкостью Ценкера, залиты в парафин, после чего из них были получены вполне удовлетворительные грезды. Последние окрашивались гемалауном, по Фёльгену, по Унна, толуидиновым синим.

#### МОРФОЛОГИЧЕСКАЯ ХАРАКТЕРИСТИКА ПОЛИПОВ

Дон у с. Кривоборье, плес выше излуины Дона, 6 VII 1961.

Полип № 1 (рис. 1). 14-щупальцевый полип; с одной стороны два «лишних» щупальца — опорное и осязательное. Одно из осязательных

\* За 3 года работ.

\*\* Один из полипов в пробе деформированный, не зарисован.

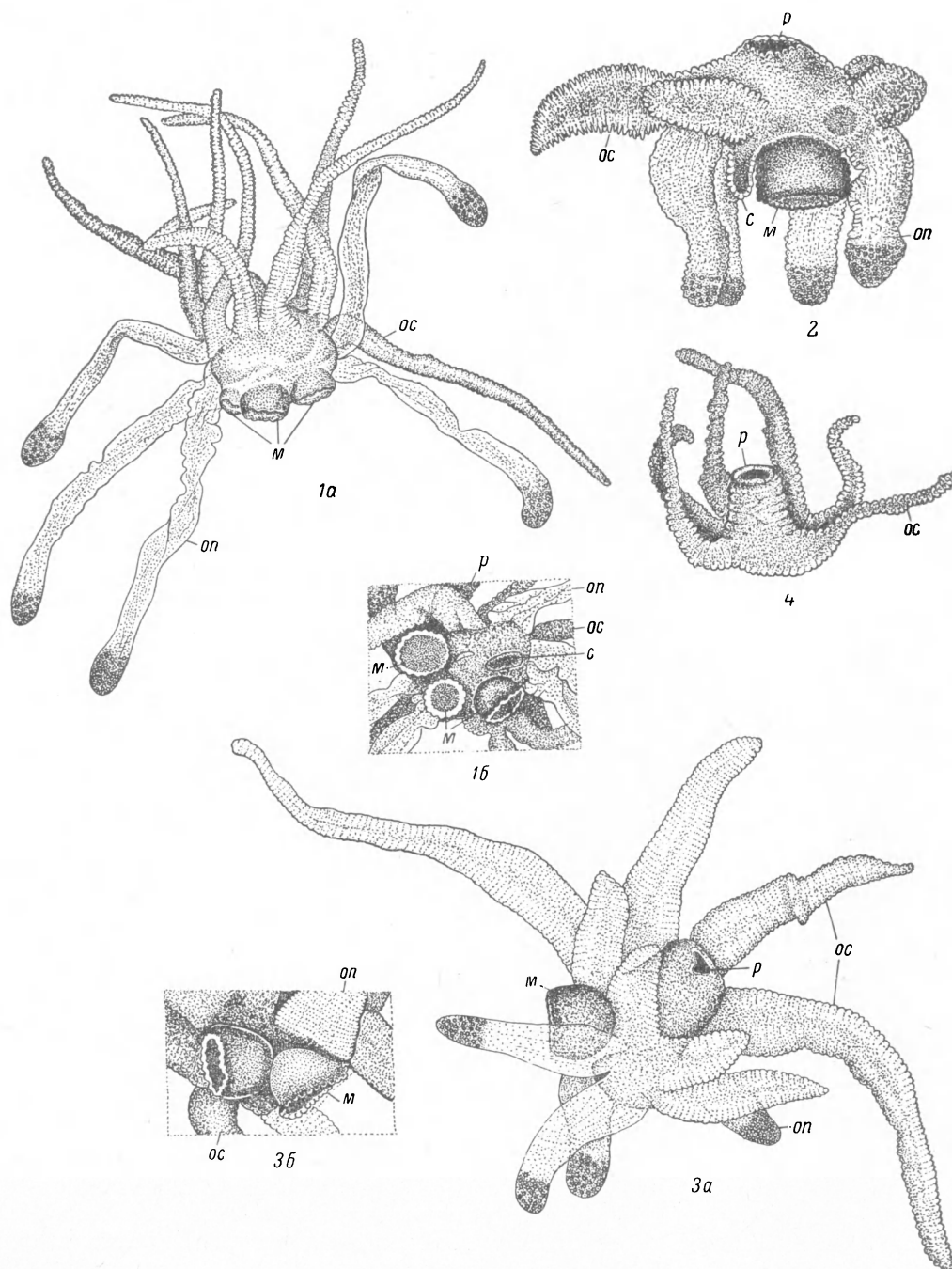


Рис. 1—4.

1 — полип № 1, 14-щупальцевый с 3 «мужскими» гонадами: а — вид сбоку, б — участок тела полипа, вид с аборального полюса (просвечивает рот, находящийся на противоположном конце тела), р — рот, оп — опорные щупальцы, ос — осязательные щупальцы, м — «мужские» гонады, с — эпителиальная складка, след утраченной гонады; 2 — полип № 2, 9-щупальцевый, с одной «мужской» гонадой; щупальцы сильно сократились: р — рот, оп — опорные щупальцы, ос — осязательные щупальцы, м — «мужские» гонады, с — эпителиальная складка тела; 3 — полип № 3, 12-щупальцевый с двумя «мужскими» гонадами: а — вид сбоку, б — вид с аборальной стороны тела, р — рот, оп — опорные щупальцы, ос — осязательные щупальцы, м — «мужские» гонады; 4 — полип № 4, 6-щупальцевый, без гонад. Все щупальцы осязательные: р — рот, ос — осязательные щупальцы.

щупалец длиннее остальных. Три «мужские»<sup>2</sup> гонады, одна из которых меньше других (что заметно и на рисунке). Четвертая гонада утрачена, сохранилась только складка эпителия, где она была. Все три гонады вполне зрелые (рис. 9, а), заполнены двудерными клетками и снабжены «крышечкой» со зрелыми стрекательными капсулами. Энтодерма этого и всех других полипов, изученных гистологически, дифференцирована

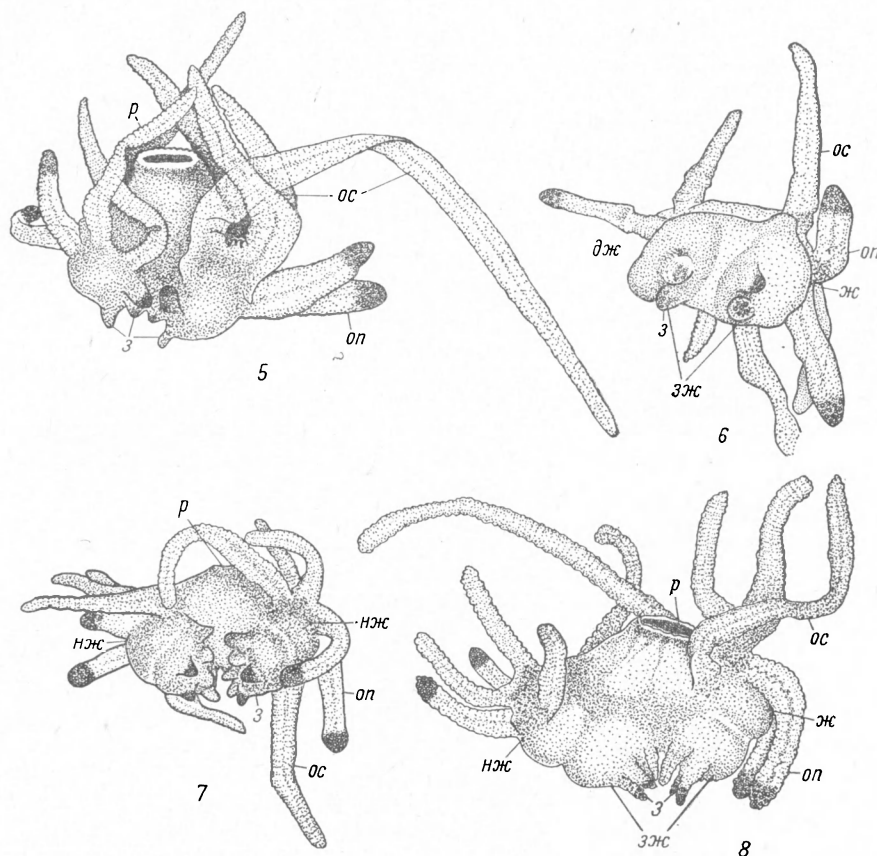


Рис. 5—8.

5 — полип № 5, 11-щупальцевый с 11 зачаточными щупальцами, без гонад: *p* — рот, *оп* — опорные щупальцы, *ос* — осязательные щупальцы, *з* — зачаточные щупальцы; 6 — полип № 6, 8-щупальцевый с 4 зачаточными щупальцами, вид с аборального полюса: *оп* — опорные щупальцы, *ос* — осязательные щупальцы, *з* — зачаточные щупальцы, *дж* — дегенерирующий «женский» половой комплекс, *зж* — зачаточный «женский» половой комплекс. (Расположение «женских» половых комплексов (*ж*); 7 — полип № 7, 12-щупальцевый с 12 зачаточными щупальцами: *p* — рот, *оп* — опорные щупальцы, *ос* — осязательные щупальцы, *з* — зачаточные щупальцы. (Расположение недоразвитых «женских» половых комплексов (*нж*); 8 — полип № 8, 12-щупальцевый с 12 зачатками новых щупалец: *p* — рот, *оп* — опорные щупальцы, *ос* — осязательные щупальцы, *з* — зачаточные щупальцы, *ж* — развитый «женский» половой комплекс, *нж* — недоразвитый «женский» половой комплекс, *зж* — зачаточный «женский» половой комплекс. (Расположение «женских» половых комплексов (*ж*).

на отделы (Райкова, 1961а). Энтодерма глоточного отдела состоит из узких, длинных клеток, между которыми много слизистых железистых клеток. На дне гастральной полости клетки компакты, набиты пищеварительными вакуолями; среди этих клеток обычны белковые железистые клетки.

С. Кривоборье, перекат ниже излучины Дона.

Полип № 2 (рис. 2). 9-щупальцевый полип (4 опорных и 5 осязательных щупалец); возможно, что три «недостающих» щупальца утрачены. Одна «мужская» гонада, зрелая, такого же строения, как и у по-

<sup>2</sup> Названия гонад у полипов берутся нами в кавычки, так как эта терминология, введенная Липиным, не вполне точна и подлежит пересмотру.

липа № 1. Две явственные и одна нечетко выраженная складка — следы имевшихся, но утраченных «мужских» гонад.

Дон у станицы Трехостровской, выше и ниже станицы, 21 VII 1961.

Полип № 3 (рис. 3). 12-щупальцевый полип (4 опорных и 8 осязательных щупалец). Одно из осязательных щупалец длиннее других. Две зрелые «мужские» гонады (как у полипа № 1, но более крупные).

Полип № 4 (рис. 4). 6-щупальцевый полип. Вероятно, часть щупалец утрачена. Гонад нет. Прекрасно развит ротовой конус и хорошо выражен рот. Вероятно, это дегенерирующий экземпляр. Гистологически не исследован.

Дон у с. Князево, южная окраина, 27 VI 1962.

Полип № 5 (рис. 5). 11-щупальцевый полип (на одной стороне 5 щупалец, а на другой — 6, причем одно очень длинное). Кроме того, 11 зачаточных щупалец в середине аборальной стороны тела. Интересно, что зачаточных щупалец также 6 на 6-щупальцевой и 5 на 5-щупальцевой половинах тела. Гонад нет.

Полип № 6 (рис. 6). 8-щупальцевый полип с 4 зачаточными щупальцами (по два опорных с каждой стороны). Скорее всего, недостающие краевые щупальца оборваны или атрофированы. Четыре «женских» половых комплекса. Наиболее развитый из них находится на 5-щупальцевой стороне полипа в основании опорных щупалец. В нем заключены два яичника с оогониями, два яйцевода, в просветах которых также видны оогонии (рис. 9, б). На противоположной стороне (3-щупальцевой), по видимому, дегенерирующий половой комплекс: более или менее четко видны выводные протоки, но яичник не различим. В середине тела, в основании опорных щупалец, два зачаточных половых комплекса типа энтодермальной складки без выводных протоков и яичников (рис. 9, г).

Дон у станицы Вешенской, северная окраина, 17 VII 1962.

Полип № 7 (рис. 7). Полип с 12 развитыми и 12 зачаточными щупальцами. В основании развитых (краевых) щупалец с каждой стороны тела по одному недоразвитому «женскому» половому комплексу, имеются только выводные протоки, а яичники еще не образовались (рис. 9, в).

Полип № 8 (рис. 8). Полип с 12 развитыми и 12 зачаточными щупальцами в середине тела. Одно из краевых осязательных щупалец длиннее остальных. На срезах обнаружено 4 «женских» половых комплекса. Наиболее развитый из них (с двумя яичниками и оогониями внутри них и двумя яйцеводами, как на рис. 9, б) находится на той стороне тела полипа, где сильнее развиты щупальцы. На противоположной стороне у более коротких краевых щупалец — недоразвитый «женский» половой комплекс с выводными протоками, но еще без яичников (как на рис. 9, в). У срединных щупалец с каждой стороны тела по зачаточному половому комплексу в виде энтодермальной складки (как на рис. 9, г).

#### ОБСУЖДЕНИЕ

Выловленные *P. hydriforme* различаются между собой по количеству щупалец и внешнему виду. У большинства полипов одно из осязательных щупалец значительно длиннее остальных (рис. 1, 3, 5 и 8). Можно предположить, что это щупальце ловчее, т. е. имеет особое значение при улавливании добычи или при откладке зрелых гонад (Смольянов и Райкова, 1961). У всех полипов прекрасно выражен рот, энтодерма дифференцирована на отделы, ее клетки переполнены пищевыми частицами, т. е. полипы интенсивно питались.

Исследованные полипы часто асимметричны. Можно различать первичную и вторичную их асимметрию. Первичная — результат того, что при бесполом размножении делением одна из сторон их тела получает щупальцы материнской особи, а на другой щупальцы вырастают из зачатков, т. е. эта сторона снабжена более молодыми, как правило, более короткими щупальцами. Вторичная асимметрия — результат утраты части щупалец. Как и у полипов в культуре, оба типа асимметрии сказываются на степени





Рис. 9. Срезы через гонады свободноживущих донских полипов. Фиксация 40% формалином с дополнительной фиксацией жидкостью Ценкера. Окраска гемалауном Майера. Увеличение 280 X, микроскоп МБП-6.

а — срез через «мужскую» гонаду полипа 1, б — срез через «женский» половой комплекс полипа 6, в — срез через недоразвитый «женский» половой комплекс полипа 7, г — срез через зачаточный «женский» половой комплекс полипа 6, экт — эктодерма, энт — энтодерма, к — «крышечка»; дв — двуждерные клетки, я — яичники, яйц — яйцеводы, оог — оогонии.

развития «женских» половых комплексов. Как правило, наиболее развитый комплекс находится именно на той стороне полипа, где лучше развиты щупальца. Зачаточные же комплексы обычно закладываются в основании самых молодых щупалец. При утрате щупалец, полной или частичной, расположенный поблизости половой комплекс начинает дегенерировать (как у полипа № 6).

Сроки созревания гонад у описываемых донских полипов, гистологическое строение половых органов, степень созревания половых клеток в них вполне соответствуют тем же показателям у полипов в культуре (Липин, 1915; Райкова, 1958, 1961б, 1963).

Донские полипы со зрелыми «мужскими» гонадами имели разное их число (3, 2 и 1), причем у полипов №№ 1 и 2 (рис. 1 и 2) четко видны складки тела — следы утраченных гонад. Следовательно, «откладка» гонад в природе происходит поочередно, а не обязательно всех сразу, и полипы после этого, по-видимому, продолжают нормально питаться. То обстоятельство, что в 1961 г. были пойманы только «мужские», а в 1962 г. — только «женские» полипы (наряду с полипами без гонад в каждом году) ввиду небольшого объема материала может быть случайным.

Все пойманные в Верхнем Дону *Polypodium* являются свободноживущими стадиями паразита стерляди, так как другие виды осетровых в этих местах почти не встречаются. В районе сел Князево—Кривоборье как раз происходит нерест стерляди (по личному сообщению доцента Воронежского университета А. В. Федорова).

Интересно, что все полипы найдены в планктонных пробах, причем в большинстве случаев (см. таблицу) в середине реки, в местах с сильным течением. В литературе указываются случаи поимки *Polypodium* как планктонными, так и придонными орудиями лова. Бенингу (1924) удавалось ловить полипов даже сачком среди прибрежной растительности на луговом берегу Волги в районе Саратова. Этот автор считает, что свободноживущие *Polypodium* ведут придонный образ жизни. Смольянов (Смольянов и Райкова, 1961) добывал полипов из уловов икорной сети, поставленной у дна на стрелке Волги. При культивировании полипов в аквариумах они обычно держатся на дне, но также могут вместе с током воды подниматься и на поверхность. Вероятнее всего, свободноживущим стадиям свойствен не только придонный образ жизни; нахождение же их в планктонных уловах свидетельствует о том, что они могут также парить и в толще воды. Они пассивно увлекаются течением и таким образом могут расселяться вниз от нерестилищ. Таким образом, не только рыбы — хозяева этого паразита являются его распространителями, но, по-видимому, и снос свободноживущих стадий вниз по течению играет существенную роль в распространении этого животного.

По нашим данным, свободноживущих полипов в реке относительно немного (удачные ловы бывали весьма редко — см. таблицу). Нахождение же их по два в одной пробе или по одному в двух пробах из одного и того же пункта позволяет предположить, что эти животные, появившись в массе в местах нереста стерляди, вероятно, до некоторой степени сохраняют эту скученность и до наступления половозрелости.

## ВЫВОДЫ

1. В центральном и южном участках Верхнего Дона выловлено 10 свободноживущих *Polypodium hydriforme*. Эти полипы являются свободноживущими стадиями популяции *Polypodium*, паразитирующей в икре стерляди.
2. Выловленные в реке полипы существенно не отличаются от полипов, культивируемых в аквариумах, что подтверждает правомерность выводов исследований, проводимых на лабораторном материале.
3. *P. hydriforme* расселяется в реке не только в результате миграций своих хозяев — осетровых рыб, но и путем сноса свободноживущих стадий вниз по течению.

## Л и т е р а т у р а

- (Беннинг А. Л.) Behning A. 1913a. Freilbendes Polypodium hydriforme Uss. in der Wolga bei Saratow. Zool. Anz., 41 : 172—173.
- Беннинг А. Л. 1913б. Отчет о деятельности Волжской биологической станции за 1912 г. Раб. Волжск. биол. станц., 4 (2) : 1—28.
- Беннинг А. Л. 1922. Находка свободноживущих Polypodium hydriforme Uss. в бассейне Волги. Русск. гидробиол. журн., 1 (3) : 98.
- Беннинг А. Л. 1924. К изучению придонной жизни реки Волги. Монограф. Волжск. биол. станц. Саратовск. общ. естествоисп. : 134—136.
- (Державин А.) Derschawin A. 1910. Zwei beachtenswerte Funde, Hypania und Polypodium, im Wolga—Delta. Zool. Anz., 36 (24) : 408—410.
- Догель В. А. 1940. Новые местонахождения и новые хозяева Polypodium hydriforme. Зоол. журн., 19 (2) : 321—323.
- Жадин В. И. 1940. Фауна рек и водохранилищ. Тр. Зоол. ин-та, 5 (3—4) : 758.
- (Липин А.) Lipin A. 1911. Die Morphologie und Biologie von Polypodium hydriforme Ussov. Zool. Jahrb., Anat., 31 : 317—426.
- Липин А. Н. 1915. Половозрелая форма, филогения и систематическое положение Polypodium hydriforme Uss. Тр. общ. естествоисп. при Казанск. унив., 47 (4) : 1—146.
- Липин А. Н. 1922. К вопросу о числе и расположении гонад у Polypodium hydriforme Uss. Русск. гидробиол. журн. 1 (2) : 41—43; (3) : 91—97.
- (Липин) Lipin A. 1925. Geschlechtliche Form, Phylogenie und systemitische Stellung von Polypodium hydriforme Uss. Zool. Jahrb. Anat. 47 (4) : 541—635.
- Марков Г. С., Иванов В. П., Решетникова А. В., Труссов В. З. 1965. Годовые изменения в зараженности русского осетра гидрами полиподиум. Материалы 20-й научн. конф. Волгоградск. педагог. ин-та : 136—140.
- Наливкина А. К. и Нейзвестнова Е. С. 1921. Отчет о деятельности Окской биол. станц. за 1919—1920 гг. Раб. Окск. биол. станц., 1 (1) : 3—20.
- Райкова Е. В. 1958. Жизненный цикл Polypodium hydriforme Ussov (Coelenterata). Зоол. журн., 37 (3) : 345—358.
- Райкова Е. В. 1960а. Профилактические мероприятия при заражении икры осетровых рыб Polypodium hydriforme Ussov (Coelenterata). Л.
- Райкова Е. В. 1960б. Морфологическое и цитохимическое исследование паразитических стадий развития Polypodium hydriforme Ussov (Coelenterata). Цитология, 2 (2) : 235—251.
- Райкова Е. В. 1961а. Цитологические особенности свободноживущих стадий развития Polypodium hydriforme. Цитология, 3 (4) : 396—408.
- Райкова Е. В. 1961б. Развитие мужских гонад и сперматогенез у Polypodium hydriforme. Цитология, 3 (5) : 528—544.
- Райкова Е. В. 1963. Цитоморфологическое изучение женских гонад кишечного Polypodium hydriforme. Цитология, 5 (4) : 391—403.
- Райкова Е. В. 1964а. Одноклеточные паразитические стадии цикла развития Polypodium hydriforme Ussov (Coelenterata). Зоол. журн., 43 (3) : 409—412.
- Райкова Е. В. 1964б. Ранние паразитические стадии цикла развития Polypodium hydriforme Ussov (Coelenterata). Докл. АН СССР, 154 (3) : 742—743.
- Райкова Е. В. 1965. Цитофотометрическое изучение содержания ДНК в ядрах клеток Polypodium hydriforme Ussov (Coelenterata) на разных стадиях его жизненного цикла. Журн. общ. биол., 26 (6) : 546—552.
- Склярлова Т. В. 1965. Биоценозы зоопланктона и зоопланктическая кормность Верхнего Дона и некоторых водоемов его поймы в сравнении с другими участками бассейна. Раб. н.-иссл. рыбохоз. лаб. Воронежского унив., сб. 3, изд. ВГУ, Воронеж : 65—102.
- Смольянов И. И. и Райкова Е. В. 1961. Нахождение половозрелых Polypodium hydriforme Ussov (Coelenterata) на ранней молоди осетровых рыб. Докл. АН СССР, 141 (5) : 1271—1274.

### FREE-LIVING STAGES OF THE PARASITE OF STERLET EGGS (POLYPODIUM HYDRIFORME USSOV, COELENTERATA) IN THE UPPER DON

T. V. Sklyarova and E. V. Raikova

### S U M M A R Y

Free-living polyps of *Polypodium hydriforme*, i. e. dispersion stages of the life cycle of the parasite of sterlet eggs, have been found in July 1961 and July 1962 in the Upper Don. A morphological and histological characteristic of these polyps and of their gonads is given. Their similarity with the polyps cultured in aquaria is shown. The occurrence of the polyps in plankton samples indicates that they are not purely benthic organisms, but may drift down stream. This is an additional way of distribution of this parasite.